ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 30, 4, 1996

УДК 576.895.121

ПОСТЛАРВАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ СКОЛЕКСА TETRABOTHRIUS EROSTRIS (CESTODA: TETRABOTHRIIDEA) И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭТОГО ПРОЦЕССА

© **А. К. Галкин**

Инвазионная личинка *Tetrabothrius erostris* имеет функционирующую апикальную присоску. Одновременно с началом стробиляции происходит формирование 4-лучевого дефинитивного сколекса червя, после чего личиночная апикальная присоска дегенерирует и отбрасывается. Рассмотрены случаи постларвального развития сколекса в классе цестод. Высказано предположение, что эволюционные группы, различающиеся по симметрии сколекса (2- и 4-лучевая) разошлись при становлении треххозяинного жизненного цикла цестод, т. е. при включении в цикл II промежуточного хозяина.

Разнообразие органов прикрепления в классе цестод достаточно велико. Это позволяет широко использовать особенности их строения для диагностики отрядов, семейств, а во многих случаях – и родов. Почти все цестоды обладают сложным жизненным циклом, и личинка, заражающая окончательного хозяина – позвоночного, как правило, имеет уже полностью сформированный сколекс. Ведущее значение фиксаторного аппарата в эволюции класса подчеркнуто Дубининой (1980).

Как известно, план строения сколекса полизоичных цестод сводится к трем основным вариантам (Wardle, McLeod, 1952). У значительного числа отрядов он является 4-частным (4-лучевым, или 4-ямочным, – „tetrafossate condition"). Подобный сколекс имеют циклофиллидеи, протеоцефалидеи, тетработридеи, тетрафиллидеи, леканицефалидеи; сюда же обычно относят и трипаноринх. Другая ветвь обладает 2-частным, или 2-ямочным, сколексом – псевдофиллидеи, дифиллидеи. Наконец, небольшая группа ниппотениидей (паразиты пресноводных рыб) характеризуется единственной шаровидной апикальной присоской – достаточно мощной, чтобы удержать короткую стробилу червя. Одноямочный орган прикрепления и рассматривается многими исследователями в качестве плезиоморфного типа сколекса цестод (Freeman, 1973; Brooks e. a., 1991).

Личиночные формы (плероцеркоиды) цестод с апикальной присоской, лишенные закладок каких-либо других прикрепительных образований, давно описаны из кишечника морских костистых рыб. Вагенер (Wagener, 1854) предложил для них название *Scolex Bothriis simplicibus*; Реймер (Reimer, 1970) обозначает их как *Scolex bothriosimplex*. В паразитологических работах их принимают то за „молодых" личинок леканицефалидей (Reimer, 1975), то за личинок псевдофиллидей (Linton, 1941; Sekhar, Threlfall, 1970; Pálsson, Beverley-Burton, 1984), хотя половозрелые представители последнего отряда с апикальной присоской от морских рыб и неизвестны. Только *Cyathocephalus* имеет терминальный бокаловидный орган прикрепления, но заражение рыб этим своеобразным паразитом происходит в пресной воде.

Систематическая принадлежность церкоидов типа *Scolex bothriosimplex* установлена не так давно (Hoberg, 1987) при исследовании фауны тетработридей буревестника *Puffinus gravis*. Оказалось, что личинки, заражающие птиц, имеют единственную терминальную присоску. Лишь с началом стробиляции червя происходит замена такого одноямочного органа прикрепления на 4-лучевой сколекс. Благодаря открытию Хоберга ихтиопаразитологи получили необходимые доказательства, чтобы относить названные церкоиды к отряду Tetrabothriidea (Wojciechowska,1993).

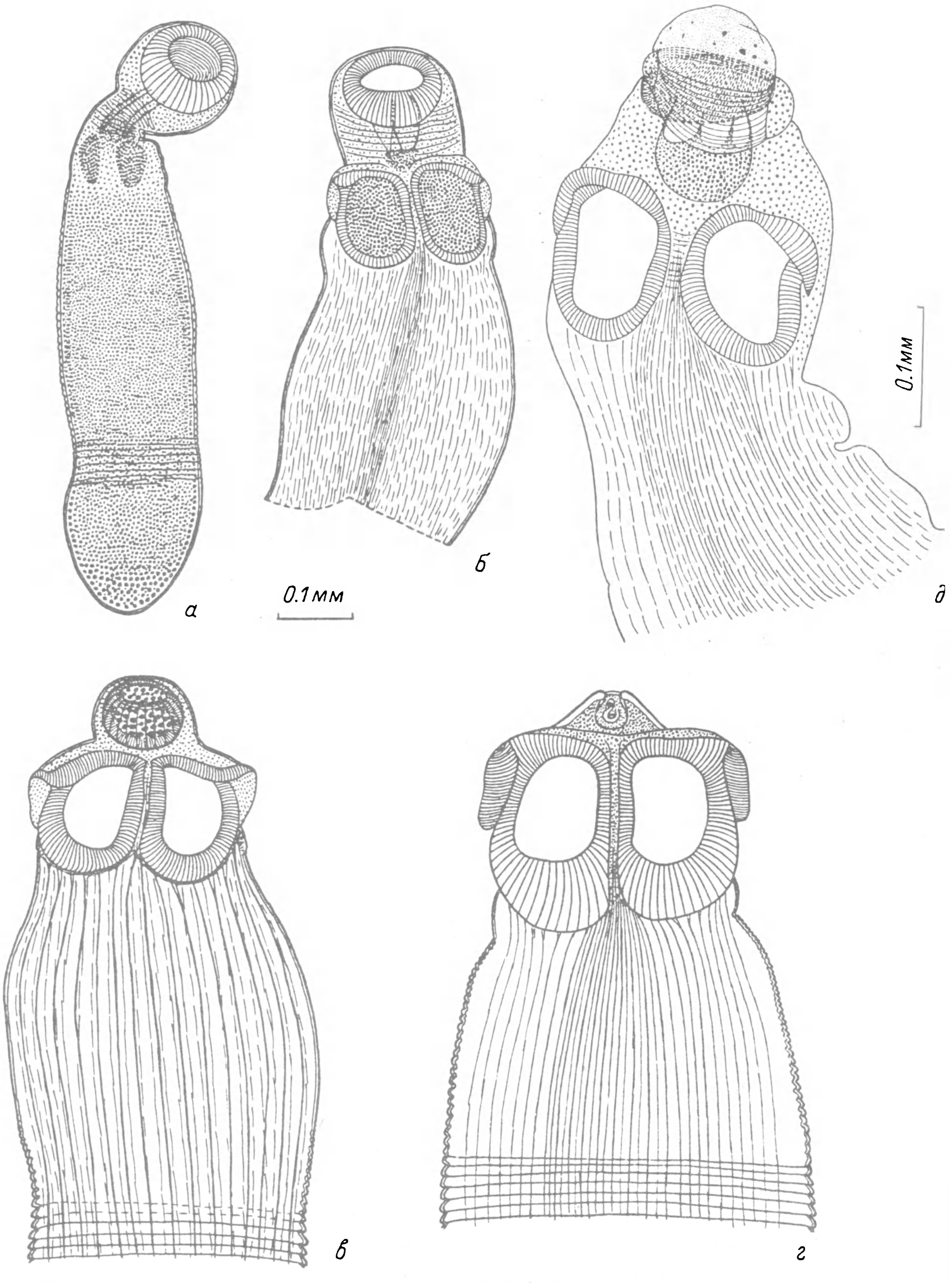
Наблюдения Хоберга находят подтверждение в материале от рыбоядных птиц, собранном Галактионовым, Марасаевым и Прокофьевым в августе 1991 г. на Земле Франца-Иосифа (Галкин и др., 1994). Обследованная ими моевка *Rissa tridactyla* (10 экз.) показала 100 %-ную экстенсивность заражения цестодами, среди которых доминировал вид *Tetrabothrius erostris* Loennberg, 1889. Он представлен в кишечнике 9 птиц. У одной из моевок обнаружены самые ранние стадии развития ленточной фазы этого вида. Тотальные препараты, окрашенные квасцовым кармином, хранятся в коллекции цестод Зоологического института РАН, С.-Петербург (№1625–1–1625–3). Они изучены под микроскопом *Amplival* с фазово-контрастным устройством, на увеличениях до $40^x \times 20^x$. Рисунки выполнены с использованием рисовального аппарата РА-1.

Самый молодой экземпляр (см. рисунок, *а*) имеет лишь первые следы сегментации на границе средней и задней трети тела. Его длина составляет 0.82 мм. Передний конец паразита, несущий мощную мускулистую апикальную присоску – орган прикрепления личинки,отделен перетяжкой от зоны, в которой начинается закладка сколекса ленточной фазы. Перетяжка снабжена хорошо заметной кольцевой мускулатурой, ее наименьшая ширина 0.085 мм. Ширина тела паразита в средней части 0.18 мм, ширина переднего конца в области апикальной присоски 0.145 мм. Размеры самой присоски 0.12 × 0.11 мм, толщина ее мышечного валика достигает 0.045 мм. Четыре ботридии закладываются в виде ярко окрашенных клеточных пластинок овальной формы, с продольным диаметром 0.06–0.07 мм.

Следующая стадия развития сколекса представлена у червя, задний конец которого оказался оторванным (*б*), поэтому судить о его общей длине и характере расчлененности невозможно. Сохранившийся фрагмент не имеет членистости. Его длина около 0.7 мм, наибольшая ширина 0.3 мм. Головной конец отчетливо разделен на два отдела. Апикальный, несущий присоску, имеет вид выроста шириной 0.165 и длиной 0.16 мм. Размеры присоски 0.133 × 0.11 мм, при толщине мышечного валика до 0.055 мм. В ее полости видны захваченные ткани кишечника хозяина. Базальный отдел несколько более широкий, до 0.22 мм. Формирующиеся ботридии достигли размеров присоски. Их длина 0.135–0.145, ширина 0.105–0.11 мм, но мышечная стенка еще очень слабая – не толще 0.015 мм.

Личиночная присоска сохраняется и функционирует даже на стадии, когда ботридии с их ушковидными придатками уже полностью сформированы. На рисунке (*в*) представлена передняя часть стробилы, насчитывающая 65 члеников. Ее ширина в области шейки составляет 0.38 мм, наибольшая ширина сколекса 0.28 мм. Заметно, что апикальный вырост уменьшился не только относительно продолжающего расти дефинитивного сколекса, но и в абсолютных значениях, особенно в длину. Его размеры здесь 0.14 × 0.105 мм, размеры присоски 0.12 × × 0.085 мм.

На сколексе шириной 0.35 мм ботридии достигают размеров, характерных для зрелого червя (0.23–0.26 × 0.15–0.18 мм). При этом присоска оказывается утраченной (*г*). Теменной отдел сколекса приобретает вид конуса высотой всего 0.075 мм. На его вершине имеется кратер – как бы место разрыва тканей, под которым залегает шаровидное образование диаметром 0.04 мм, т. е. в три раза меньше диаметра утраченной присоски. Внутри этой структуры виден извитой каналец.



Последовательные стадии развития сколекса *Tetrabothrius erostris* в кишечнике моевки.

а — закладка ботридий у экземпляра с первыми следами сегментации; *б* — ранний этап формирования сколекса ленточной фазы; *в* — сформированный сколекс ленточной фазы с еще функционирующей апикальной присоской; *г* — полностью развитый сколекс ленточной фазы после редукции апикальной присоски; *д* — сколекс ленточной фазы в период перестройки апикального отдела.

Consecutive stages of the scolex morphogenesis in *Tetrabothrius erostris* within the intestine of kittiwake.

Стадия, переходная между двумя вышеописанными, изображена на рисунке (*д*). Этот экземпляр оказался зафиксированным в момент перестройки апикального отдела сколекса. Судя по имеющемуся материалу, именно завершение формирования ботридий дает толчок разрушению личиночного сколекса: апикальная присоска выворачивается и отбрасывается. На тотальном препарате между присоской и передним краем ботридий наблюдается ясно очерченная зона клеток, имеющая более яркую окраску, чем окружающая паренхима. От этой чашевидной структуры отходят вперед тяжи, которые прослеживаются и в толще присоски. Можно предположить, что отмеченная структура представляет собой железистый орган. В таком случае его секрет и обеспечивает деструкцию личиночного органа прикрепления. После отторжения его остатков 4-лучевой сколекс приобретает окончательный вид. Небольшой, диаметром 0.01 мм, кратер на его вершине остается единственным следом утраченного одноямочного сколекса церкоида (*г*).

Представляет интерес соотношение стадий развития паразита из кишечника обследованной моевки. На препаратах имеется 11 сколексов червей. Из них 1 экз. с одноямочным сколексом показывает лишь первые зачатки ботридий, 5 экз. характеризуются разной степенью формирования ботридий и функционирующей апикальной присоской, 2 экз. находятся на стадии выворачивания апикальной присоски, и 3 экз. обладают типичным сколексом взрослого червя, а в заднем конце стробилы, насчитывающей 120 и более члеников, уже закладываются семенники. У экземпляров, еще не утративших полностью личиночный сколекс, число члеников не превышает 70. Вероятно, развитие 4-лучевого сколекса требует продолжительного времени, а отбрасывание личиночной присоски занимает короткий срок. До завершения перестройки головного отдела паразита стробила формируется медленно и остается неполовозрелой, затем стробиляция значительно ускоряется.

Прослеженная картина вполне соответствует тому, что кратко описал Хоберг. В обоих случаях личиночная присоска первоначально используется для фиксации паразита в кишечнике птицы (в материале от буревестника ее диаметр 0.07–0.119 мм, Hoberg, 1987). Начало стробиляции совпадает с закладкой ботридий, но апикальная присоска отбрасывается лишь после полного их формирования. При этом на вершине сколекса образуется пóра. У моевок, гнездящихся на ЗФИ, и у буревестника, добытого в районе о. Гоф в южной Атлантике, несомненно, паразитируют разные виды тетработриусов: представители этого рода, за единственным исключением (*T. immerinus* = *T. macrocephalus*), строго специфичны к отрядам птиц-хозяев (Темирова, Скрябин, 1978). Поскольку смена плана строения сколекса при заражении окончательного хозяина наблюдается у различных зоогеографически далеких видов, можно считать, что этот процесс характерен для всего рода *Tetrabothrius* и, вероятно, для отряда Tetrabothriidea в целом. Отряд насчитывает 5 родов – у 4 из них на ленточной фазе сколекс снабжен ботридиями, а у *Priapocephalus* специальные органы прикрепления отсутствуют и головной конец булавовидно вздут, т. е. имеет радиальную симметрию.

В желудке моевки, зараженной молодыми экземплярами *T. erostris*, обнаружена сайка (*Boreogadus saida*). Эта рыба – массовый обитатель арктических вод и почти единственный потребитель планктона – представляет собой важнейшее звено как в пищевых цепях животных Арктики, так и в циркуляции их паразитов (Карасев, 1988). В кишечнике сайки Белого и Баренцева морей часто встречаются личинки цестод, определяемые как *Scolex polymorphus* Rud., 1819 (Шульман, Шульман-Альбова, 1953; Полянский, 1955). Разнообразные плероцеркоиды этого типа считаются личинками цестод отряда Tetraphyllidea – паразитов селяхий. Их родовая идентификация очень затруднена (Авдеева, Авдеев, 1980). К сожалению, рисунки и описания „*Scolex polymorphus*" от баренцевоморских рыб в литературе отсутствуют. По наблюдениям Полянского (1955), среди них можно выделить

2 формы: очень мелкую, длиной менее 0.5 мм, и крупную – до 5 мм и более. У последних хорошо выражена не только терминальная присоска, но и 4 латеральные. Шульман и Шульман-Альбова (1953) обращают внимание на необыкновенную изменчивость личинок *Scolex polymorphus*, обнаруженных ими в кишечнике многих видов костистых рыб и миноги Белого моря. При этом они подчеркивают, что „чрезвычайно трудно объяснима высокая степень инвазии некоторых беломорских рыб при очень незначительном числе акуловых". Теперь эта загадка находит ответ. Далеко не все личинки, обладающие одной апикальной присоской, являются ранними стадиями развития тетрафиллидей – паразитов акуловых рыб. Значительная их часть относится к тетработриидам, сохраняющим одноямочный сколекс вплоть до заражения окончательных хозяев – теплокровных. Таким образом, „мелкие формы *Scolex polymorphus*" представляют собой личинок цестод двух отрядов – Tetrabothriidea и Tetraphyllidea. Этот вывод, очевидно, следует распространить и на „одноприсосковых плероцеркоидов", описанных в качестве личинок тетрафиллидей (Cake, 1976) из пищеварительного тракта морских бентических моллюсков.

Для представителей отряда Tetraphyllidea экспериментально установлена особенность развития дефинитивного сколекса, имеющая определенное сходство с таковой у *Tetrabothrius*. Оказалось, что завершение морфогенеза сколекса у личинок *Acanthobothrium*, несущей 4 ботридии и апикальную присоску, определяет присутствие мочевины. Как известно, мочевина поддерживает осмотическое давление крови у многих селяхий и в значительных количествах обнаруживается в тканях взрослых тетрафиллидей разных родов (Smyth, 1969). В опыте с мочевиной происходит формирование крючьев сколекса *Acanthobothrium*, при этом апикальная присоска дегенерирует, выворачивается и остаток ее отбрасывается (Hamilton, Byram, 1974). В природе подобная перестройка сколекса, очевидно, имеет место в организме окончательного хозяина. Итак, при заражении окончательного хозяина тетрафиллидеи и тетработридеи утрачивают орган прикрепления одноямочного типа. В то же время между этими отрядами наблюдается и принципиальное различие. У тетрафиллидей элементы 4-лучевого сколекса закладываются еще на личиночной фазе: их разнообразие и определяет богатство форм личинок типа *Scolex polymorphus*. Напротив, сколекс инвазионных личинок *Tetrabothrius* остается одноямочным, и закладка четырех ботридий соотнесена здесь с началом развития ленточной фазы.

Хоберг (Hoberg, 1987) называет личинку тетработриид уникальной в этом плане. Однако случай, когда план строения сколекса личинки и половозрелой фазы различен, известен и за пределами отряда. При изучении цикла развития паразита мыши *Catenotaenia pusilla*, относящегося к высшим циклофиллидным цестодам подотряда Anoplocephalata, был описан (Joyeux, Baer, 1945) особый тип ларвоцисты – мероцеркоид. Он характеризуется крупной мускулистой апикальной присоской. Подобные личинки ранее были известны лишь в цикле развития низших цестод: их находили в морских рыбах, моллюсках, медузах. Жизненный цикл *C. pussilla* обычен для циклофиллидей. Но дефинитивный сколекс закладывается у катенотений только в окончательном хозяине одновременно с началом стробиляции. При заражении мыши прикрепление паразита обеспечивает личиночная апикальная присоска. Она сохраняется до тех пор, пока не завершится формирование четырех боковых присосок, после чего исчезает, не оставляя следов. Находка личиночной формы катенотений позволила авторам сближать эту группу циклофиллидей с цестодами отряда Proteocephalidea. У последних сколекс нередко снабжен так называемым апикальным железистым органом или „пятой присоской".

У личинок многих исследованных протеоцефалидей апикальный орган закладывается раньше, чем боковые присоски (Herde, 1938; Yamaguti, 1943; Scholz, 1991). Описаны случаи, когда его развитие завершается еще до закладки присосок (Magath, 1929; Mead, Olsen, 1971). Сильномускулистая „пятая присоска" функционирует на ленточной фазе у ряда видов рода *Proteocephalus*: *P. fluviatilis*, *P. osculatus*, более того, ее диаметр у *P. pinguis*, *P. pollanicola* может достигать диаметра боковых присосок (последний факт не учтен в определительной таблице рода, Фрезе, 1965). Апикальный орган железистого характера обычно редуцируется или совсем исчезает у взрослых червей (род *Ophiotaenia*). Но у личинок *O. filaroides* его мускулатура столь развита, что он имеет большое сходство с присоской (La Rue, 1914). Этот орган служит для перфорации кишечника позвоночного хозяина. Однако стадия развития протеоцефалидей в полости тела позвоночных, как правило, не является облигатной. Очевидно, она появилась в их жизненном цикле исторически недавно. Не исключено, что железистый апикальный орган сложился здесь на основе аппарата, который у других групп цестод, вероятно, служил для разрушения апикальной присоски.

Итак, для значительного числа крупных таксонов ленточных червей характерна личинка одноямочного типа или с явно опережающей закладкой апикальной („пятой") присоски. Что же касается развития четырехъямочного сколекса, то у одних (Proteocephalidea) оно целиком происходит на личиночной фазе, у других (Tetraphyllidea) – лишь частично. Наконец, у Tetrabothriidea и Catenotaeniidae (отряд Cyclophyllidea) его начало соотнесено с попаданием личинки в кишечник окончательного хозяина – теплокровного. Последний случай следует рассматривать как своего рода атавизм.

Четырехъямочный сколекс, очевидно, является „надстройкой" по отношению к исходному для цестод сколексу одноямочного типа. Прогресс класса был связан с возникновением стробилы. При этом значительно увеличивалась длина паразита, и одна апикальная присоска уже не могла надежно удерживать его. Требовался более совершенный аппарат прикрепления. Им и стал 4-лучевой сколекс, закладка которого, как это уже имело место с апикальной присоской, сместилась на личиночную фазу. При этом исходный сколекс получил дополнительную функцию, служа для удержания личинки в кишечнике II промежуточного хозяина (рыбы или беспозвоночного, например, моллюска). Подобную картину мы наблюдаем у многочисленных представителей отряда Tetraphyllidea, равно как у Lecanicephalidea.

Предполагается, что предками тетработридей были некоторые менее специализированные тетрафиллидные цестоды (Галкин, 1987; Hoberg, 1989). Их переход на древних китообразных можно приурочить к рубежу мезозоя и кайнозоя, когда фауна акул – специфичных хозяев тетрафиллидей – претерпевала глубокие изменения. Спасский (1993) постулирует малую вероятность прямой передачи предков тетработриид от селяхий морским птицам и зверям, предполагая, что в становлении этого отряда участвовали мезозойские ящеры – элазмозавры, мозозавры, птерозавры... Однако эта посылка Спасского остается чисто умозрительной.

В то же время исчезнувшие группы рептилий не могли не служить хозяевами тех или иных цестод. Давно высказана гипотеза (Janicki, 1930) о том, что в связи с их вымиранием в мезозое была утрачена взрослая фаза у предков отряда Amphilinidea. Опровержение гипотезы Яницкого (Дубинина, 1982) построено на сравнении организации амфилинид и ленточной фазы цестод, имеющих гетерохронную стробилу. Поскольку плероцеркоиды цестод, а также группы с прогенетическим развитием – лигулиды и циатоцефалиды – не были привлечены для сопоставления, этот вопрос нельзя считать закрытым.

Среди цестод неотеническое происхождение, на наш взгляд, не исключено для своеобразного отряда Nippotaeniidea, включающего 1 или 2 рода. Прикрепительный орган одноямочного типа, какой имеется у этих червей, в пределах класса на половозрелой фазе больше нигде не встречается. Но, как отмечено выше, подобный апикальный орган достаточно широко распространен у плероцеркоидов, паразитирующих в кишечнике рыб. Необычна для взрослых цестод и выделительная система ниппотений: она состоит из соединенных друг с другом многочисленных продольных каналов, идущих через всю стробилу (Yamaguti, 1959). Иными словами, она имеет характер сети, как у прогенетических лигулид и некоторых амфилинид, только более упорядочена. Ареал отряда разорван: его представители обитают на Дальнем Востоке России, в Японии, Китае, а три вида описаны из Новой Зеландии (Hine, 1977). Хозяева ниппотений относятся к далеким друг от друга группам рыб – окунеобразным (семейство бычки – Gobiidae) и сельдеобразным (сем. Retropinnidae). Общее у них лишь то, что они являются вселенцами в пресные воды, имея морское происхождение. Примеры роста и сегментации на личиночной фазе известны у представителей разных отрядов цестод – псевдофиллидей, тетрафиллидей, циклофиллидей (у *Dioecocestus asper* в члениках стробилы цистицеркоида даже закладывается сумка цирруса, Йыгис, 1978). Все отмеченные особенности морфологии, зоогеографии, круга хозяев ниппотений можно объяснить тем, что современные хозяева этой группы исторически являются II промежуточными, а личинка приобрела способность к стробиляции и половому размножению. Собственно взрослая фаза выпала в связи с вымиранием окончательных хозяев, очевидно, – древних пресмыкающихся. В таком случае отряд следовало бы выводить от тетрафиллидей [Спасский (1958) рассматривает их как подотряд в отряде Tetraphyllidea sensu lato] в качестве сестринской группы тетработриид. Тогда и преовариальное положение желточника у Nippotaeniidea и Tetrabothriidea можно рассматривать как одно из свидетельств общности их происхождения.

Весь вышеизложенный материал служит лишь подтверждением гипотезы о первичности одноямочного сколекса в эволюции полизоичных цестод и вполне соответствует представлению о двух эволюционных направлениях среди них. Последний вопрос в свое время подробно обсуждала Дубинина (1980). К одной она относит отряды Trypanorhyncha–Pseudophyllidea–Diphyllidea, обладающие 2-лучевой симметрией гомологичных прикрепительных образований сколекса, к другой – Lecanicephalidea, Tetraphyllidea–Proteocephalidea–Cyclophyllidea, а также Nippotaeniidea и Tetrabothriidea. Исходя из знаний жизненных циклов цестод, можно предположить, что расхождение этих линий началось еще в период становления треххозяинного жизненного цикла класса. У отрядов с 4-лучевым сколексом личинка, заражающая И промежуточного хозяина, как правило, остается кишечным паразитом и несет апикальную присоску. Напротив, у отрядов, характеризующихся на ленточной фазе 2-лучевым сколексом, личинка прободает кишечник II промежуточного хозяина и локализуется в его внутренних органах. В связи с этим мощный аппарат проникновения (не фиксации!) формируется здесь на переднем конце тела еще у процеркоида. Становление сложных жизненных циклов цестод требует отдельного рассмотрения. Однако если предположение близко к истине, ранее выделенным эволюционным направлениям следовало бы придать систематический статус в ранге подкласса: Tetrafossaria subcl. nov. (отряды с 4-лучевым сколексом на ленточной фазе) и Difossaria subcl. nov. (отряды с 2-лучевым сколексом).

Список литературы

Авдеева Н. В., Авдеев В. В. Особенности морфогенеза прикрепительных органов некоторых плероцеркоидов цестод сборного рода „Scolex" (Tetraphyllidea) и проблема их идентификации // Паразитология. 1980. Т. 14, вып. 3. С. 242–250.

Галкин А. К. О становлении нециклофиллидных цестод – паразитов чаек // Тр. ЗИН АН СССР. 1987. Т. 161. С. 3–23.

Галкин А. К., Галактионов К. В., Марасаев С. Ф., Прокофьев В. В. Цестоды рыбоядных птиц о. Харлов и Земли Франца-Иосифа // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 5. С. 373–384.

Дубинина М. Н. Значение органов прикрепления в филогении ленточных червей // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1980. Т. 29. С. 65–83.

Дубинина М. Н. Паразитические черви класса Amphilinida (Plathelminthes). Л.: Наука, 1982. 144 с.

Йыгис В. А. Необычный тип развития цестод на примере раздельнополого вида Dioecocestus asper (Cyclophyllidea: Acoleidae) // Изв. АН Эстонской ССР. 1978. Т. 27. Биология. № 1. С. 31–37.

Карасев А. Б. Паразитофауна сайки Boreogadus saida (Lepechin) // Биология рыб в морях Европейского Севера. Мурманск, 1988. С. 74–83.

Полянский Ю. И. Материалы по паразитологии рыб северных морей СССР. Паразиты рыб Баренцова моря // Паразитол. сб. ЗИН АН СССР. 1955. Т. 19. С. 5–170.

Спасский А. А. Краткий анализ системы цестод // Ceskoslovenska parasitol. 1958. Vol. 5, N 2. P. 163–171.

Спасский А. А. Об участии морских мезозойских ящеров в становлении подотряда тетработриат (Cestoda: Tetraphyllidea) // XI конференция УкрОП (Киев, сентябрь 1993 г.) Тез. докл. Киев, 1993. С. 153–154.

Темирова С. И., Скрябин А. С. Подотряд Tetrabothriata (Ariola, 1899) Skrjabin, 1940 // Основы цестодологии. Т. 9. М.: Наука, 1978. С. 7–117.

Фрезе В. И. Протеоцефаляты – ленточные гельминты рыб, амфибий и рептилий. Основы цестодологии. Т. 5. М.: Наука, 1965. 538 с.

Шульман С. С., Шульман-Альбова Р. Е. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 200 с.

Brooks D. R., Hoberg E. P., Weekes P. J. Preliminary phylogenetic systematic analysis of the major lineages of the Eucestoda (Platyhelminthes: Cercomeria) // Proc. Biol. Soc. Wash. 1991. Vol. 104, N 4. P. 651–668.

Cake E. W., Jr. A key to larval cestodes of shallow-water benthic mollusks of the Northern Gulf of Mexico // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1976. Vol. 43, N 2. P. 160–171.

Freeman R. S. Ontogeny of Cestodes and its bearing on their phylogeny and systematics // Advances in parasitology. Vol. 11. L.; N. Y.: Academic Press, 1973. P. 481–557.

Hamilton K. A., Byram J. E. Tapeworm development: the effects of urea on a larval tetraphyllidean // Journ. Parasitol. 1974. Vol. 60, N 1. P. 20–28.

Herde K. E. Early development of Ophiotaenia perspicua La Rue // Trans. Amer. Micro. Soc. 1938. Vol. 57, N 3. P. 282–291.

Hine P. M. New species of Nippotaenia and Amurotaenia (Cestoda: Nippotaeniidae) from New Zealand freshwater fishes // Journ. Royal Soc. New Zealand. 1977. Vol. 7, N 2. P. 143–155.

Hoberg E. P. Recognition of larvae of the Tetrabothriidae (Eucestoda): Implications for the origin of tapeworms in marine homeotherms // Canad. Journ. Zool. 1987. Vol. 65, N 4. P. 997–1000.

Hoberg E. P. Phylogenetic relationships among genera of the Tetrabothriidae (Eucestoda) // Journ. Parasitol. 1989. Vol. 75, N 4. P. 617–626.

Janicki C. Über die jüngsten Zustande von Amphilina foliacea in der Fischleibeshöhle, sowie Generelles zur Auffassung des Genus Amphilina G. Wagen. // Zool. Anz. 1930. Bd 90. S. 190–205.

Joyeux C., Baer J. G. Morphologie évolution et position systématique de Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782), cestode parasite de rongeurs // Rev. Suisse Zool. 1945. T. 52, N 2. P. 13–51.

La Rue G. R. A revision of the cestode family Proteocephalidae // Illinois Biol. Monographs. 1914. Vol. 1, N 1–2. 350 p.

Linton E. Cestodes parasites of teleost fishes of the Woods Hole region, Massachusetts // Proc. U. S. Nat. Mus. 1941. Vol. 90. P. 417–442.

Magath T. B. The early life-history of Crepidobothrium testudo (Magath, 1924) // Ann. Trop. Med. Parasitol. 1929. Vol. 23, N 1. P. 121–127.

Mead R. W., Olsen O. W. The life cycle and development of Ophiotaenia filaroides (La Rue, 1909) (Proteocephala: Proteocephalidae) // Journ. Parasitol. 1971. Vol. 57, N 4. P. 869–874.

Pálsson J., Beverley-Burton M. Helminth parasites of capelin, Mallotus villosus (Pisces: Osmeridae) of the North Atlantic // Proc. Helminthol. Soc. Wash. 1984. Vol. 51, N 2. P. 248–254.

Reimer L. W. Digene Trematoden und Cestoden der Ostseefische als natürliche Fischmarken // Parasitol. Schriftenreiche. Hf. 20. Jena, 1970. 144 S.

Reimer L. W. Cestodenlarven in Wirbellosen der Küste von Madras // Angewandte Parasitol. 1975. Bd 16, Nf. 1. S. 2–16.

Scholz T. Studies on the development of the cestode Proteocephalus neglectus La Rue, 1911 (Cestoda: Proteocephalidae) under experimental conditions // Folia Parasitol. 1991. Vol. 38, N 1. P. 39–55.

Sekhar S. C., Threlfall W. Helminth parasites of the cunner, Tautogolabrus adspersus (Walbaum) in Newfoundland // Journ. Helminthol. 1970. Vol. 44, N 2. P. 169–188.

Smyth J. D. The physiology of Cestodes. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1969. 280 p.

Wagener G. P. Die Entwicklung der Cestoden. Breslau, 1854. 91 S. (Verhandl. der Leopold.-Car. Academie. Bd. 24. Supplement).

Wardle R. A., McLeod J. A. The zoology of tapeworms. Minneapolis, 1952. 780 p.

Wojciechowska A. The tetraphyllidean and tetrabothriid cercoids from Antarctic bony fishes. I. Morphology. Identification with adult forms // Acta Parasitologica. 1993. Vol. 38, N 1. P. 15–22.

Yamaguti S. Life history of a frog tapeworm Ophiotaenia ranae Yamaguti, 1938 // Japan. Journ. Zool. 1943. Vol. 10, N 3. P. 455–460.

Yamaguti S. Systema helminthum. Vol. II. The cestodes of vertebrates. N. Y.: L., 1959. 860 p.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 14.12.1995

THE POSTLARVAL DEVELOPMENT OF THE SCOLEX OF TETRABOTHRIUS EROSTRIS (CESTODA: TETRABOTHRIIDEA) AND PHYLOGENETIC ESSENTIALS OF THIS PROCESS

A. K. Galkin

Key words: *Tetrabothrius*, ontogeny, evolution.

SUMMARY

In our previous paper (Galkin e. a., 1994) a Cestode collection from fish-eating birds of Barents Sea was presented. In the material came from Franz Joseph Land the youngest developmental stages of *Tetrabothrius erostris* Loennberg, 1889 in its final host, the kittiwake *Rissa tridactyla*, were found. The infective larva has a big muscular apical sucker and shows no traces of the adult tetrafossate scolex. In the intestine of a bird strobilization begins and simultaneously the first anlages of bothridia appear. Apical sucker ensures the fixation of a young strobile until the adult scolex is fully developed. Then this sucker atrophies and finally is shedded. The same transfiguration of the scolex region was demonstrated (Hoberg, 1987) in the ontogeny of *Tetrabothrius* sp., parasite of the petrel *Puffinis gravis*.

Outside Tetrabothriidea just similar picture takes place only in the postlarval development of cyclophyllidean *Catenotaenia pusilla*. Its larval stage (merocercoid) is unifossate. Adult stage on the contrary has 4 lateral suckers while apical one completely vanishes (Joyeux, Baer, 1945). In Tetraphyllidea and Proteocephalidea organs of tetrafossate scolex (bothridia and suckers respectively) emerge on the larval stage. The fate of the apical sucker is various. Its loss in the end of the adult scolex morphogenesis is experimentally shown (Hamilton, Byram, 1974) for tetraphyllidean *Acanthobothrium*. In some Proteocephalidea the apical sucker („fifth sucker" or „apical organ") differentiates first and being well developed in the larva it may be lacking in the adult. The unique group which posesses single apical sucker in the adult phase is Nippotaeniidea. To our opinion the highly discontinious area of the order and its other characteristic biological and morphological peculiarities may be explained admitting a hypothesis of its neotenic origin.

Dubinina (1980) traces two lines of evolution in polyzoic cestodes, two-rayed and four-rayed, basing on the symmetry of attachment organs and some other characters. Two-rayed line includes orders with difossate scolex (Pseudophyllidea – Diphyllidea – Trypanorhyncha), the four-rayed line those with tetrafossate scolex as well as unifossate Nippotaeniidea. We suppose that the initial separation of these lines was caused by the inclusion of the second intermediate host in the cestode life cycle. Groups with predominantly intestinal plerocercoids belong to the four–rayed line and the ancestral apical sucker serves here for fixation of larvae. Worms who became tissual or cavitary parasites on the second larval phase had to develop powerful organ of penetration even on plerocercoid phase. Their adult scolex arose anew as difossate. It so, the lines indicated by Dubinina have systematic value and schould be recognised as Difossaria subcl. nov. and Tetrafossaria subcl. nov.

The life cycle of Tetrabothriidea remains unknown. But numerous larval forms from the intestine of teleostean fishes known as *Scolex bothriosimplex* are in fact tetrabothriid plerocercoids rather than the young tetraphyllid larvae designated as *Scolex polymorphus*. Infected kittiwake mentioned above fed on Arctic cod, *Boreogadus saida*. This fish is thought to be the second intermediate host of *Tetrabothrius erostris*.